Vestnik zoologii, **39**(6): 79—82, 2005

УДК 598.2:636.01+591.47

О ВОЗМОЖНЫХ МЕХАНИЗМАХ ФОРМИРОВАНИЯ ЛОКОМОТОРНЫХ МОДУЛЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ ПТИЦ

И. А. Богданович

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 14 марта 2005

О возможных механизмах формирования локомоторных модулей в эволюции птиц. Богданович И. А. — Проведен сравнительно-морфологический и функциональный анализ каудофеморальных мышц представителей архозавров (по литературным данным) и современных птиц. Предполагается, что формирование функционального модуля тазовой конечности птиц не было результатом разделения локомоторного модуля двуногих динозавровых предков на хвостовой и модуль тазовой конечности (собственно локомоторный), как указывается в литературе.

Ключевые слова: эволюция, локомоторные модули, птицы.

Possible Mechanisms of Locomotor Modules Formation in Birds Evolution. Bogdanovich I. A. — Caudofemoral muscles of some archosaurs (from literature) and recent birds are analysed in comparative and functional aspects. It is suggested that formation of birds hindlimbs functional module was not resulted from subdivision of bipedal dinosaurs ancestors common locomotor module to caudal and pelvic (just a locomotor) modules as noted in literature.

Key words: evolution, locomotor modules, birds.

Среди вопросов морфологического становления птиц как таксона определенный интерес вызывает эволюционный сценарий формирования двух, по сути автономных, локомоторных аппаратов — полета и наземной локомоции. До недавнего времени вопрос в таком аспекте практически не освещался. Только сравнительно недавно в литературе изложена точка зрения о том, что формирование современного аппарата наземной локомоции птиц было результатом разделения единого предкового рептилийного локомоторного аппарата («модуля», Gatesy, Dial, 1996). При этом отмечается, что в процессе такого разделения хвостовые мышцы отделились от аппарата наземной локомоции для создания единого альянса с аппаратом полета. Однако результаты проведенного нами анализа не согласуются с данной теорией.

На сегодня не требует доказательств, что главным локомоторным механизмом базовых архозавров была ретракция бедра хвостово-бедренными мышцами — mm. caudo-femoralis longus et brevis (Parrish, 1986; Gatesy, 1990; Gatesy, Dial, 1996; Jones et al., 2000). Наименее модифицированным такой примитивный механизм сохранился у современного представителя архозавров — крокодила (Gatesy, 1990) (рис. 1). Хотя в целом локомоторная система в данном случае включала в себя и грудные конечности. Несмотря на бипедализм, каудофеморальный механизм ретракции сохранился как главный у двуногих динозавров, хотя у них локомоторный модуль уменьшился до хвостово-бедренного комплекса. Отметим, что тут и далее речь идет о бипедальных динозаврах в целом на том основании, что морфология мускулатуры тазовой конечности у них достаточно однообразна и демонстрирует лишь незначительные отклонения (Charig, 1972; Carrano, 2000). Как доказательство расщепления общего модуля на модули тазовой конечности и хвоста (в направлении к птицам) приводится факт

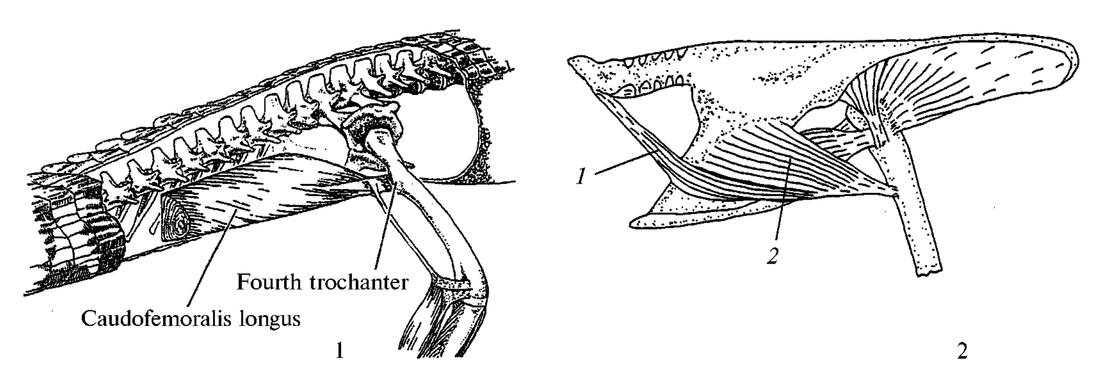


Рис. 1. Каудофеморальная мускулатура аллигатора (по: Gatesy, 1990).

Fig. 1. Caudo-femoral musculature of *Alligator* (after: Gatesy, 1990).

Рис. 2. Каудофеморальная мускулатура тетеревиной птицы: *1* — m. caudo-femoralis; *2* — m. ischio-femoralis.

Fig. 2. Caudo-femoral musculature of tetraonid bird: *1* — m. caudo-femoralis; *2* — m. ischio-femoralis.

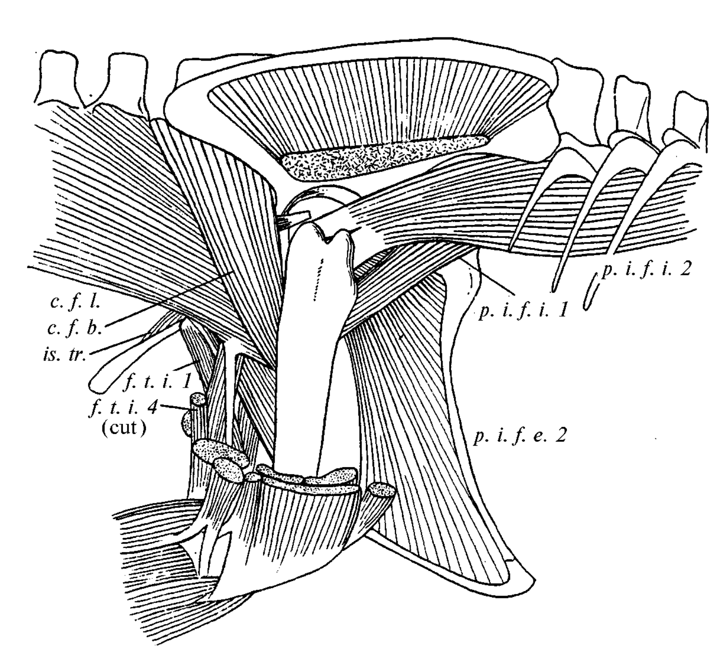


Рис. 3. Каудофеморальная мускулатура ящеротазового динозавра (по: Romer, 1923): c. f. l. — m. caudo-femoralis longus; c. f. b. — m. caudo-femoralis brevis.

Fig. 3. Caudo-femoral musculature of saurischian dinosaur (after: Romer, 1923): c. f. l. — m. caudo-femoralis longus; c. f. b. — m. caudo-femoralis brevis.

редукции каудофеморальных мышц до очень малых размеров или до полного исчезновения у современных представителей класса (Gatesy, Dial, 1996).

Нами исследованы каудофеморальные мышцы у более чем 40 видов птиц 5 отрядов. По NAA (Nomina Anatomica Avium) — это m. caudo-ilio-femoralis, состоящая из двух мышечных брюшек — m. caudo-femoralis и m. ilio-femoralis (рис. 2). Гомологичные m. caudo-femoralis longus и m. caudo-femoralis brevis динозавров прикрепляются как и у птиц соответственно на хвостовых позвонках и постацетабулярной части ilium (Romer, 1923; Пэрле, 1985; рис. 3). Первая мышца у птиц более длинная, с параллельными волокнами; она имеется у большинства из них, как изученных нами, так и описанных в литературе (George, Berger, 1966). По данным электромиографии, она не проявляет элек-

трическую активность во время медленного передвижения по земле и включается только при беге во второй половине фазы опоры (Gatesy, 1990). Мы можем объяснить это следующим образом. Именно во второй половине фазы опоры происходит вынос вперед противоположной конечности, что связано с поворотом постацетабулярной части тела в сторону от опорной конечности. Указанный поворот тем больше, чем больше длина шага и соответственно скорость. Достаточно вероятно, что каудофеморальный мускул, который оканчивается наиболее каудально и на линии продольной оси тела (m. caudofemoralis), ограничивает эти повороты относительно фиксированного массой тела бедра, делая движение более ровным. Так или иначе, но единственный представитель курообразных, который не имеет этого мускула — индейка — характеризуется сравнительно неуклюжим бегом (Vaurie, 1965 и др.). Почти для всех других известных представителей класса, у которых отсутствует указанный мускул, наземная локомоция ограничена передвижением с небольшой скоростью. Это представители американских грифов, журавли, марабу из аистообразных, поганки (George, Berger, 1966).

Вторая из группы каудофеморальных мышц птиц — m. iliofemoralis (рис. 2) — не анализируется в упомянутой выше литературе, хотя ее гомология с коротким каудофеморальным мускулом предковых динозавров не вызывает сомнения. Исходя из топографии, которая принципиально не изменилась в сравнении с таковой последних, ее функция может быть определена как ретракция бедра. Однако в отличие от динозавров, у которых бедро было ориентировано вертикально (Chiappee, 1995 и др.), птицы во время статолокомоции удерживают бедро ближе к горизонтальному положению. Поэтому функцию указанного мускула точнее следует определить как предупреждение от протракции бедра под действием массы тела, особенно при условии незначительной в целом амплитуды сгибательно-разгибательных движений бедра во время наземной локомоции (Cracraft, 1971).

Главный вывод, который можно сделать из приведенного анализа, это то, что каудофеморальная мускулатура птиц остается полностью включенной в локомоторный модуль тазовой конечности. Отсутствие второго из группы мускула (m. iliofemoralis) у некоторых птиц объясняется, с одной стороны, наличием более мощных и механически выгодных синергистов; с другой — он отсутствует у птиц, параметры наземной локомоции которых (скорость, продолжительность, маневренность) сравнительно невысоки. Это представители пеликанообразных, соколообразных, журавлеобразных (но не пастушков), аистообразных, воробьиных (George, Berger, 1966) и ржанкообразных (Богданович, 1997).

Что касается мышц самого хвоста, т. е. «хвостового модуля» (Gatesy, Dial, 1996), то в него входит отдельная группа мышц, которая обеспечивает движение рулевых перьев (George, Berger, 1966). Именно одна из таких мышц — m. pubocaudalis — избрана авторами для подтверждения ее действия (по регистрации биоэлектрической активности) только во время полета (Gatesy, Dial, 1996). Однако указанный мускул не имеет связи с бедром и поэтому вряд ли может считаться отщепленным от локомоторного модуля тазовой конечности. Прикрепление мышц данной группы к основанию рулевых перьев свидетельствует, по нашему мнению, о том, что их морфологическая специализация происходила только в связи с появлением подвижных элементов покрова, в данном случае — пероподобных.

Относительно мышц, которые обеспечивают наземную локомоцию птиц преимущественно за счет коленной флексии, то их гомологи были и у бипедальных динозавров (Romer, 1923; Carrano, 2000 и др.). Одним из ключевых факторов перехода к «птичьему» механизму ретракции Киаппи считает редукцию

хвоста (Chiappee, 1995). Постепенную редукцию хвоста в ряду динозавров показывает, в частности, С. Гетези (Gatesy, 1990), а Р. Барсболд и соавт. описывают его наиболее полную редукцию до образования вполне птичьего пигостиля у тероподного овираптозавра (Barsbold et al., 2000). Однако наличие редуцированного до состояния Археоптерикса хвоста уже у триасового Протоависа свидетельствует о том, что процесс этот присходил параллельно в двух самостоятельных филогенетических линиях — бипедальных динозавров и птиц — в составе общего процесса «орнитизации» (Курзанов, 1987; Курочкин, 2001). Объединяющим фактором здесь безусловно был переход к бипедализму. Но сохранение длинного хвоста как необходимого условия для возможности такого перехода (Gatesy, 1990) кажется резонным именно по линии динозавров. Об условиях, которые давали возможность перейти к двуногой локомоции иным путем, одновременно с редукцией хвоста, мы упоминали раньше на примере Протоависа (Богданович, 2000).

Богданович И. А. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes)и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика // Вестн. зоологии. — 1997. — Отд. вып. № 3. — 152 с.

Богданович И. А. Трансформации стопы в ранней эволюции птиц // Вестн. зоологии. — 2000. — **34**, № 4—5. — С. 123—127.

Курзанов С. М. Авимимиды и проблема происхождения птиц // Тр. Совместн. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции. — 1987. — № 31. — С. 1—95.

Курочкин Е. Н. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц. Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : Тр. Междунар. конф. — Казань : МАГАРИФ, 2001. — С. 68—96.

Пэрле А. Сравнительная миология тазобедренной области бипедальных динозавров // Палеонтол. журн. — 1985. — С. 108—112.

Barsbold R., Osmylska H., Watabe M. et al. A new oviraptosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with pygostyle // Acta Paleontol. Polonica. — 2000. — **45**, N 2. — P. 97—106.

Carrano M. T. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion // Paleobiology. — 2000. — **26**, N 3. — P. 489—512.

Charig A. J. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms // Studies in vertebrate evolution. — Edinburgh : Oliver & Boyd, 1972. — P. 121—155.

Chiappee L. M. The first 85 million years of avian evolution // Nature. — 1995. — **378**, N 23. — P. 349—355.

Cracraft J. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, Columba livia // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1971. — **144**. — P. 171—268.

Gatesy S. M. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion // Paleobiology. — 1990. — **16**, N 2. — P. 170—186.

Gatesy S. M., Dial K. P. Locomotor modules and the evolution of avian flight // Evolution. — 1996. — **50**, N 1. — P. 331—340.

George J. C., Berger A. J. Avian myology. — New-York : Acad. Press, 1966. — 500 p.

Jones T. D., Farlow J. O., Ruben J. A. et al. Cursoriality in bipedal archosaurs // Nature. — 2000. — **406**, N 17. — P. 716—718.

Parrish J. M. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia // Hunteria. — 1986. — **1**, N 2. — P. 1—35.

Romer A. S. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1923. — **48**. — P. 605—617.

Vaurie C. The birds of Palearctic fauna. Non-Passeriformes. — London : H. F. and G. Witherby, 1965. — XXII + 763 p.